

小结与讨论

以上结果表明,君子兰单靠分株法进行繁殖速度慢,靠种子繁殖小苗生长慢,而且植株后代分离严重,很难保持母株的优良性状。采用体细胞进行组织培养,每隔40天左右愈伤组织可增殖一倍,每块愈伤组织可

产生3—12个小芽,如将愈伤组织上直接分化出的原球体再经切割继续培养还可产生更多的小芽,这样不断的培养就能大大提高繁殖速度,同时还可产生突变体进行新类型的选择。因此我们认为利用植物体细胞组织培养技术是大量、快速繁殖君子兰植株的高效途径。

生产 技术

玉米的高产潜力及其限制因素

王 庆 祥

(沈 阳 农 业 大 学)

玉米是 C_4 植物,具有高光效特性。因而从生理上讲,玉米产量应该大大超过其他属于 C_3 植物的作物。但是,实际上目前玉米的最高产量只不过稍高于水稻。为了弄清为什么玉米产量不能达到预期的高值,我们有必要对目前较高栽培水平下限制玉米产量的环境因素和生理因素加以分析,探讨其高产潜力究竟如何,及克服产量限制因素的可能途径,从而使产量进一步提高。

一、玉米的高产潜力

玉米素以高产著称于世,其平均单单位居旱粮作物之首,亩产500公斤以上的大面积地块也随处可见。如1977年美国密执安州的R. Lym, Jr创造了22.4吨/公顷的玉米高产世界纪录^[1]。但人们从玉米的光能利用率角度来推断目前已达到的高产量与其理论产量仍有很大差距,如B. Giloland(1985)

推算玉米的最高理论产量为27吨/公顷^[1]。可见玉米的高产潜力仍然很大。

根据有关资料推算, C_4 禾谷类作物,如玉米、高粱等的光能利用率最高可接近4.5%,而 C_3 作物,如小麦、水稻等则为3.0%。这也是玉米高产的基础。但造成现实产量与高产潜力差距的主要原因人们尚不很清楚。需要指出的是, C_4 植物光合作用在羧化水平上的很大优越性往往由于群体水平上的互相荫蔽,低光强及呼吸的影响,而导致 C_4 代谢途径不能经常显示出优越性。这也说明玉米品种的遗传结构是限制其高产的决定性因素之一。人们认为,过去几十年间,由于品种的改良,其增产效果约占50—60%。但目前的品种仍存在着株型与受光条件不理想,不能充分利用土地和阳光。同时现有玉米品种有易倒伏,空秕、不抗病等缺点。这些都反映出玉米的遗传基础过窄,需要尽很

注:本文呈顾慰连教授审阅并指导。

大努力来改良。从长远看,只有不断培育出新的理想型玉米,才能逐步接近其最高理论产量。其次是环境因素的限制,由于各地区气候、土壤条件、生产水平和栽培技术不同,使现有的优良玉米品种也未能充分发挥其增产潜力。如1982年世界玉米的单产为3.64吨/公顷^[1]。可见现有的一般产量水平与已经达到的高产水平之间差距也很大。这说明在改进环境条件和栽培技术上仍有许多工作要做,以便充分发挥现有玉米品种的增产潜力,实现高产更高产。

二、生理因素与玉米产量

鉴于上述认识,为了有效地利用太阳能,有必要探讨玉米在较高栽培水平下限制产量的生理因素是“源”(Source)还是“库”(Sink)。并在此基础上考虑育种和栽培上的努力方向是完全有必要的。

玉米子粒的形成必须具备两个条件。一方面要形成能正常发育的子粒,也就是“库”。另一方面要在它们的发育过程中不断地从叶片即“源”得到光合产物。因此所收获的子粒产量一方面取决于植株所形成的子粒生长潜力,同时还取决于在子粒发育过程中所得到的光合产物数量。“库”的大小可用每株粒数和粒的潜在体积乘积来表示。充实子粒用的可供光合产物数量可由灌浆期间光合产物的积累,减去呼吸消耗,再加上植株早期贮存的可供光合产物的数量来估算的。

对于“库”和“源”究竟是哪一方限制玉米产量的问题,田中·山口1972年曾就各种肥料和密度条件下进行了很多试验,结果指出,如果增加每平方米的粒数,单位面积产量即使在8吨/公顷(534公斤/亩)的高水平也仍有增长的趋势^[2]。这说明,随着“库”的增加产量也增加。田中明等1971年在玉米抽丝后采取割除相邻区植株和切除果穗或阻止授粉的实验表明,在割除相邻区的植株,使“源”的受光状况改善后,即使看到光合能力的提高,也未引起子粒生产的应有增加。而

由于切除果穗及阻止授粉,“库”的大小受到限制,干物质生产显著下降^[3]。由此可以认为在灌浆期至少对干物质生产“库”比“源”更具有主动调节的能力。邓肯(W. G. Duncan)1965年也发现玉米有一个不受光照条件或叶面积变化的影响,而以相当恒定的速度不断进行同化物贮积的阶段^[4]。

根据上述,我们似乎可以得出这样一个结论,即“库”是目前玉米高产的主要限制因素。当然对其原因还有待进一步研究。但我们知道,“库”的强度(库强度=库的大小×库活性)常常是支配同化物运转和分配的一个主导因素,“库”对同化产物的需求能够对“源”的光合强度产生明显的反馈作用,个体发育过程中叶片光合强度的变化反映了对光合产物需求的变化。马铃薯的块茎一旦开始形成,叶片的光合强度即可增加数倍。除去玉米雌穗或不授粉,都可引起叶片内淀粉和糖的含量增加以及过早的衰老^[4]。说明光合强度和叶片衰老的速度都受到光合产物需求的支配。显然“库”是决定产量的主导因素。

当然,不能简单地看待“源”和“库”的问题。因为两者之间有着密切的联系。可能在不同生育阶段两者起着相对不同的限制作用。在贮积能力形成期,可能由于“源”不足和分配给“库”的形成的同化产物比例少,而使所形成的“库”偏小,这样在灌浆期又因“库”的偏小而限制了产量的提高。此外,虽然“源”和“库”的协调问题是十分重要的,但还不能概括出限制产量的全部生理因素。例如收获指数,抗逆性等也都是与产量有关的生理因素,必须给予全面的考虑才行。

三、环境因素与玉米产量

通常有许多环境因素被认为是玉米产量的限制因素。但根据1905年F. F. Blackman提出的限制因素法则^[5],可以肯定当有许多因素限制玉米产量时,其中必然有某一因素起着主导作用。自从50年代以来,随着栽培

水平的提高,已经使玉米产量大幅度提高了,当时能够大幅度提高玉米产量,主要是克服了矿质养分限制的结果。过去因矿质养分不足使玉米产量与施肥量呈很高的正相关。在过去稀植条件下光能和 CO_2 是相对充足的,矿质养分往往成了产量的限制要素。产量提高和施肥量增加的趋势几乎是一致的。解放初期我国几乎没有什么化肥,而1978年我国的化肥消费量达到791.0万吨,占世界化肥消费总量的7.96%,居世界第三位〔6〕。与此同时,与施肥量增加相适应的耐肥、耐密植高产的杂交种也逐步取代了低产的老品种。使限制因素得到了改善,玉米产量就提高了一大步。辽宁省1949年的玉米平均单产为84.5公斤,而1979年玉米平均单产上升到301公斤,居全国首位。大面积亩产超500公斤的高产纪录也是很常见的。当然各种耕作技术的不断改进,在增产中也起了推动作用。虽然总称为作物养分,但是有时磷钾为限制因素,有时其他元素不足等。由于磷肥效果较长,钾素在土壤中含量相对较高,因此氮素往往作为产量的限制要素而起作用。

但是,是否可以说不断增加氮素施用量产量就能无止境地增加呢?绝非如此。山东烟台地区农科所1974年的试验表明,每亩施硫酸铵超过50公斤时,由于茎叶过分繁茂,互相遮荫,产量就开始下降。每公斤化肥的增益也相应迅速降低〔7〕。限制因素和其它因素之间的关系是对立统一的。在一定条件下两者之间可以相互转化。旧的限制因素克服了,新的限制因素又会出现。事实上,肥料施用量增加到一定程度产量就达到顶点了。为了突破这个“顶点”已经进行了许多研究,而结果在改良土壤、除草、大量施肥、防治病虫害,灌水等周密措施下栽培玉米时,最终太阳能构成了大量的限制因素。因为在目前的农业技术条件下强化太阳能是不可能的。所以产生了产量“到顶”的说法。这正象木桶装水不能超过它的最短桶板一样。在限制因素存在的条件下,无论如何改善其它因素都可

能是徒劳。假如不考虑光能的限制,只是盲目地加大施肥量或密度,不但不会增产,而且会因过分郁蔽造成减产这就是“过犹不及”是一种“反馈”作用。所以,只有首先抓住限制因素这个主要矛盾才行。作物产量正是在不断克服限制因素的过程中逐步提高的。

以前,光合作用的研究虽已列为植物生理学者们极为重要的研究课题,但对作物研究者来说,因太阳能尚未成为产量限制要素,故从增产措施的研究这一意义上来看光合作用并未成为研究的对象。不过随着栽培技术的进步及产量的提高,太阳能作为产量的限制要素逐渐明显起来了。玉米作为 C_4 植物受光能的限制就显得更为突出一些。在高温和强光下单张叶片、单位面积的光合强度, C_4 植物一般高于 C_3 植物,就群体光合而论, C_4 植物比 C_3 植物所具有的优越性不如单叶光合时显著〔4〕。在田间农业技术条件相近的情况下, C_4 植物得不到强光,也就不能发挥本身的潜在能力,当然也看不到比 C_3 植物有较高的生产力〔8〕。由此至少可以说明了为什么玉米的最高产量并不显著高于水稻的部分原因。这似乎可以说并不是玉米本身没有那么大的生产潜力,而是由于太阳能限制的结果。

四、克服限制因素的可能途径

环境因素和生理因素对产量的限制作用是有密切联系的。我们知道,产量库=亩穗数×穗粒数×粒体积。就是说,既然认为目前产量的限制因子是“库”,要增大“库”不说密植是有利的。但是,在密植条件下因阳光的限制,使空秆率增加,穗粒数、粒重减少,是增加密度但不增加产量的主要原因。

伊文思(L. T. Evans),1975年认为,在光合能力变为限制因子之前,贮积能力和产量可以平行地增长。再进一步就要求光合

能力和贮积能力能不同程度地协调增长。有较多的光合产物而没有较大的贮积能力，不能达到高产；有较大的贮积能力而没有较多的光合产物，只能导致果实败育或长不饱满〔4〕。对玉米来说，贮积能力的决定期和贮积期基本上是前后分开的。贮积能力主要是开花前的条件来决定，而子粒的灌浆则主要取决于开花后的条件，这样似乎更不易实现两者之间的协调。穗粒数受生殖生长期前的光量影响极大，而子粒开始膨大，光合产物向子粒运转的稳定不受光照影响〔9〕。此外就秕粒率对玉米产量的影响来说也不象水稻那样显著。而且玉米基本上是活秆成熟的，即子粒已经生理成熟了，叶片仍具有一定的光合能力。上述事实进一步说明光能对产量的限制是通过“库”的限制而起作用的。因此为了提高产量，认为应当首先要扩大“库”的容积。为此育成扩大“库”的容积，但叶面积不过大，并避免无用节间伸长的品种是利于增产的。对于“库”的改良可能有各种方向。育成矮秆品种，靠提高密度可以扩大产量“库”；育成大穗型或多穗型品种也可以扩大产量“库”。但究竟哪一种途径易行，还需进一步探索。但对了解亩穗数、每穗粒数，单粒重等的限值，从而从“库”的方面弄清产量的界限将是很有意义的。总之理想株型必须建立在源库平衡的基础上，才能有希望夺取高产。

在栽培上，针对目前大面积种植的高秆品种，为协调群体和个体之间的矛盾，适当地调整种植方式，改进施肥措施，对提高产量也是很有作用的。顾慰连等 1977—1981 年的不同种植方式试验结果证明，丹玉六号玉米密度超过 3500 株/亩时，70 厘米行距比 60 厘米行距增产 5.5—18.2%。大垄栽培玉米能使消光系数变小，增强群体通风透光能力，改善中、下层光照条件，发挥了玉米作为 O_2

植物的潜在光合能力。这是大垄较小垄增产的根本原因〔10〕。在雌穗发育期有选择地供给雌穗以养分和光合产物，对于扩大产量“库”是有利的，这就要求施肥的数量和时期应尽可能地保证雌穗分化期的需要，同时又要避免茎叶徒长，使植株在灌浆前建成一个较大的产量“库”，才能克服“库”的限制作用，充分发挥叶片的潜在光合能力夺取玉米高产。

最后必须指出：看待限制因素的概念不应象“桶的概念”里所描述的那样绝对化。因为生物反应常常是复杂的。玉米子粒产量是许多因素综合作用的结果。因素之间通常存在明显的相互影响和交互作用。改变一个因素可以对其它因素产生直接或间接的影响。随着条件的改变限制因素也必然随之改变，必须根据条件的变化在抓住限制因素的同时重视其它因素的作用，才能不断地推动玉米生产向前发展。

主要参考文献

- 〔1〕 顾慰连等，作物的潜在生产力与现实生产力之间的辩证关系，农林辩证法，1986，2—3
- 〔2〕 村田吉男（郑丕尧译），几种主要作物的光合作用和产量形成，农业出版社，1978，23
- 〔3〕 顾慰连、高学曾等编译，玉米生理译丛，农业出版社，46
- 〔4〕 L.T. 伊文思江苏省农科院译，作物生理学，农业出版社，1978，415—446
- 〔5〕 R.L.米歇尔（顾慰连等译），作物生长和栽培，农业出版社，1981，101
- 〔6〕 杨建堂，世界化肥生产，使用简况及发展趋势，河南农学院学报，1982，3，89
- 〔7〕 吴绍骥等，玉米栽培生理，上海科学技术出版社，1980，195
- 〔8〕 农学文摘，1981年，2，24
- 〔9〕 有原文二（田小海译）（1976），不同天气条件下直立叶对玉米子粒产量的影响，国外农业科技，1982，9，9